中国生态农业学报 2016 年 5 月 第 24 卷 第 5 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, May 2016, 24(5): 582−589

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.150951

水分和磷对苗期玉米根系形态和磷吸收的耦合效应*

唐宏亮 马领然 张春潮 段霄霄

(河北大学生命科学学院 保定 071002)

摘 要 水分亏缺和土壤缺磷已经成为玉米(*Zea mays* L.)生产的主要限制性因素，但水分和磷如何调节玉米根系形态和磷吸收尚不完全清楚。本研究采用盆栽土培试验，设置 4 个水分梯度[田间持水量的 35%(W1)、55%(W2)、75%(W3)和 100%(W4)]和 2 个磷处理[高磷: 205 mg(P)·kg^{-1}; 低磷: 11 mg(P)·kg^{-1}]，探究水分和磷对苗期玉米根系生长和磷吸收的耦合效应。结果表明: (1)不管土壤磷供应如何，玉米苗干重、根干重、总根长和根表面积随水分供应强度的增加呈现先增加后降低的趋势，土壤有效磷含量也表现出相似的变化趋势，根质量比和平均根直径随水分供应强度的增加呈现下降的趋势，植株磷含量和磷累积量随水分供应强度的增加呈现稳定增加的趋势; (2)水分亏缺(W1)和过量供应(W4)均不利于玉米根系生长和干物质累积，水分亏缺(W1)抑制玉米对土壤磷素的获取，水分过量供应(W4)引起土壤磷素的奢侈吸收(W4)，轻度的水分胁迫(W2)能够促进玉米根系的生长和干物质累积，减少对土壤磷的奢侈吸收，充足的水分供应(W3)能够促进玉米根系的生长、干物质累积和土壤磷素的吸收; (3)磷供应显著增加了玉米苗干重、根干重(W4 除外)、总根长、根表面积、植株磷含量(W4 除外)和磷累积量，但降低了玉米的根质量比。(4)两因素方差分析结果表明，水分对苗干重、根干重、根质量比、总根长、根表面积、平均根直径、植株磷含量、植株磷累积量和土壤有效磷含量的相对贡献分别为 45.94%、36.71%、67.95%、59.63%、58.34%、81.86%、24.75%、35.66%和 3.00%，磷对这些参数的相对贡献分别为 34.78%、21.19%、14.84%、9.22%、9.21%、1.56%、35.54%、49.75%和 94.40%，可见水分是控制玉米根系形态和干物质累积的关键因子，磷是控制玉米地上磷吸收和土壤有效磷含量的关键因子。总体来说，低磷条件下玉米根系对土壤磷的获取偏向于以根形态为主导的适应策略，高磷条件下玉米根系对土壤磷的获取偏向于以根生理吸收为主导的适应策略。水分和磷之间较好的耦合能够促进玉米根系生长、干物质累积，减少对土壤磷素的奢侈吸收。

关键词 玉米 水分供应 磷供应 根形态 磷吸收
中图分类号: S181 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)05-0582-08

Coupled effect of water and phosphorus on root growth and phosphorus uptake of maize at seedling stage*

TANG Hongliang, MA Lingran, ZHANG Chunchao, DUAN Xiaoxiao

(College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract Although water deficit and soil phosphorus (P) deficiency are key limiting factors of maize production, it still remains unclear how water and P regulate maize root morphology and P uptake. In this study, a pot experiment was carried out to explore the coupled effects of water and P on maize root growth and P uptake under four water gradients [35% (W1), 55% (W2), 75% (W3), 100% (W4) of field capacity] and two P treatments [high P of 205 mg(P)·kg^{-1}(soil) and low P of

* 国家自然科学基金项目(31301852)、河北省科技支撑计划项目(12226423)、河北省自然科学基金青年项目(C2014201138)和河北大学自然科学基金项目(2014-279)资助
唐宏亮，主要从事植物根际营养方面的研究工作。E-mail: thl_1980@163.com
收稿日期: 2015−08−31 接受日期: 2016−02−02

* This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31301852), the Key Technology Support Program of Hebei Province (No. 12226423), the Natural Science Foundation of Hebei Province (No. C2014201138) and the Natural Science Foundation of Hebei University (No. 2014-279).
Corresponding author, TANG Hongliang, E-mail: thl_1980@163.com
Received Aug. 31, 2015; accepted Feb. 2, 2016

11 mg(P)·kg^{-1}(soil)]. The results showed that irrespective of P supply, shoot dry weight (SDW), root dry weight (RDW), total root length (TRL) and root surface area (RSA) initially increased and then decreased with increasing water supply. This trend was similar to trend in soil available P content. Root mass ratio (RMR) and average root diameter (ARD) declined, while shoot P content and accumulation steadily increased with increasing water supply. There were both adverse effects of water deficit and excess water supply on root growth and dry matter accumulation of maize. While soil P acquisition was inhibited by water deficit (W1), it was greatly improved by excess water supply (W4). Slight water stress (W2) increased maize root growth and dry matter accumulation, but decrease excess soil P uptake. Adequate water supply (W3) simultaneously improved maize root growth, dry matter accumulation and soil P uptake. P application obviously increased SDW, RDW (except for in W4 treatment), TRL, RSA, P content (except for in W4) and total P accumulation in plant, but decreased RMR. Two-way analysis of variance showed that the relative contribution of water to SDW, RDW, RMR, TRL, RSA, ARD, shoot P content, shoot P accumulation and soil available P content were 45.94%, 36.71%, 67.95%, 59.63%, 58.34%, 81.86%, 24.75%, 35.66% and 3.00%, respectively. The relative contributions of P to the above parameters were 34.78%, 21.19%, 14.84%, 9.22%, 9.21%, 1.56%, 35.54%, 49.75% and 94.40%, respectively. It was clear that water was more important for the regulation of maize root morphology and dry matter accumulation, and P was more important for the regulation of P absorption in maize aerial parts and soil available P content. In all, the acquisition of soil P by maize root was connected with root morphology-oriented adaptations under low P, but was connected with root physiology-oriented adaptations under high P. An appropriate coupling of water and P improved root growth and dry matter accumulation, and decreased excess soil P uptake by maize root.
Keywords　Maize; Water supply; Phosphorus supply; Root morphology; Phosphorus uptake

磷是非常重要的养分因子之一，参与植物体内许多生理生化反应过程的调节，对植物生长发育有至关重要的作用[1]。由于土壤的固定、吸附、络合和生物的转化，磷的生物有效性很低[2]。为了获取土壤中难溶性的磷素，植物通过增加根系生长、分枝以及强化根际效应，增加土壤磷的生物有效性[3–5]。当植物吸收了足够多的磷，使地上有一个适宜水平的磷含量时，根系的增生反应以及对磷的吸收能力往往变小[6–7]。

土壤磷的生物有效性与土壤的水分含量具有密切的关系。水分影响磷素营养在土壤中的运移和植物对磷素的吸收、利用和分配，而适量的磷素营养水平能够在一定程度上提高植物对干旱的适应性及水分利用效率[8–9]。近年来，已有较多关于不同作物磷营养与水分调控方面的报道。在小麦(*Triticum aestivum*)中，不充足的水分供应能够强化低磷胁迫对小麦分蘖数、叶片相对含水量、叶绿素含量和干物质累积产生的不利效应，表现出 2 种胁迫叠加效应[10]。在乌头叶豇豆(*Vigna aconitifolius*)中，磷肥施用能够显著缓解干旱胁迫对其叶片相对水势、净光合速率、叶绿素含量、淀粉浓度、可溶性蛋白浓度和硝酸还原酶活性所产生的不利影响[11]。在大豆(*Glycine max*)中，磷肥施用能够通过改善总根长、根表面积和磷吸收，提高大豆的产量及其对干旱胁迫的抵御能力[12]，但过量施磷对其产量的增加幅度有限，甚至造成减产[13]。在玉米(*Zea mays*)中，在水分充足条件下施磷会导致植株对磷素奢侈吸收，但在水分亏缺条件下施磷会降低植株对土壤磷素的吸收[14]。在羊蹄甲(*Bauhinia faberi*)中，磷施用能够促进干旱胁迫下植株的生长和适应性[15]。由以上研究可以看出，适磷施用在很大程度上能够缓解水分不足对植物生长的不利影响，但过量磷施用缓解效果不明显，甚至降低植物对水分胁迫的适应性。

尽管目前关于水分和磷对植物生长和磷吸收已有较多报道，主要涉及干物质累积、磷吸收、产量形成等方面，但从根系角度解释水分和磷对植物生长和磷吸收的报道较少。本研究以玉米为研究对象，通过盆栽土培试验，研究磷和水分对玉米干物质累积、根系形态和磷吸收的影响，为提高玉米对水分和磷资源的高效利用提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　土壤准备

供试土壤采自河北省保定市郊区农田(深度 2~10 cm)，土壤类型为潮土。土壤基础肥力如下：有机碳 8.42 g·kg^{-1}，全氮 0.85 g·kg^{-1}，总磷 0.58 g·kg^{-1}，有效磷(Olsen-P) 5.2 mg·kg^{-1}，碱解氮 65.74 mg·kg^{-1}，土壤 pH(去离子水)为 8.57。土壤容重 1.42 g·cm^{-3}，田间持水量为 35%。风干后的土壤过 2 mm 筛，除去植物残体备用。

1.2　试验设计

试验为 2 因素完全随机设计，因素 A 为水分，设 4 个水平(W1：田间持水量 35%; W2：田间持水量 55%; W3：田间持水量 75%; W4：田间持水量 100%)；因素 B 为磷，设 2 个水平[高磷：205 mg(P)·kg^{-1}；低磷：11 mg(P)·kg^{-1}]，共 8 个处理，每个处理 4 个重

复，共计 32 盆。试验用盆为市售塑料花盆(上部内径 20 cm，底部内径 16 cm，高 11 cm)，每盆装风干土 3.2 kg。除磷外，其他养分按下述用量加入($mg \cdot kg^{-1}$): $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 1 686, K_2SO_4 133, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 43.3, Fe-EDTA 5.5, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 2.0, $MnSO_4 \cdot 4H_2O$ 6.6, $CaCl_2 \cdot 6H_2O$ 125, H_3BO_3 0.67, $(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ 0.12 和 $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ 10。磷以 KH_2PO_4 的形式配成溶液分别加入到风干土中：高磷 878 mg $(KH_2PO_4) \cdot kg^{-1}$(土)，对应全磷为 199.8 $mg \cdot kg^{-1}$(土)，低磷 25 mg$(KH_2PO_4) \cdot kg^{-1}$(土)，对应全磷为 5.7 $mg \cdot kg^{-1}$(土)。对于施磷额外带来的钾，用 KCl(分析纯)进行补充。装盆后，采用称重法使土壤含水量维持在田间持水量的 75%。

1.3 玉米培养

供试玉米品种为‘郑单 958’，种子经 30% H_2O_2 表面消毒处理 10 min 后，在 25 ℃条件下于湿滤纸上催芽 48 h。选取萌发一致的种子，于每盆播种 3 粒，此时盆中土壤含水量控制为田间持水量的 75%。试验于人工气候室中进行，培养条件如下：光照 16 h (28 ℃)，黑暗 8 h(25 ℃)，光照强度为 300 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，空气湿度为 55%。玉米出苗后，及时去除杂草，每隔 5 d 随机改变盆的摆放位置，以最大化消除环境异质性对玉米生长的影响。出苗 7 d 后，采用称重法(忽略植物的重量)，每天对盆进行称重，并计算土壤含水量，当盆栽土壤含水量达到上述设定的 4 个水分梯度后，每天上午 9:00 称取盆重，补充当天失去的水分，使各处理维持在各个处理对应的土壤含水量水平。生长 40 d 后收获，分别测定玉米生物量、根系形态参数、植株磷含量和土壤有效磷含量。

1.4 测定项目与方法

植株收获：生长40 d后，用剪刀从玉米茎基部剪取地上部，分别装入已编号的信封中，此后用于生物量及植株磷含量的测定；收获地下部时，土壤先过2 mm筛(过2 mm筛的土壤装入塑料自封袋中，用于土壤有效磷含量的测定)，分别收集根系，冲洗干净后，装入已编号的塑料自封袋中，在–20 ℃条件下冷冻保存，直至根系扫描分析。

生物量测定：地上部在105 ℃下杀青30 min后，在70 ℃烘干48 h至恒重后，称重(g)。地下部分则在根系扫描结束烘干至恒重后，称重(g)。根质量比(root mass ratio, %)根据公式[根质量比=根干重/(苗干重+根干重)×100%]计算得出。

植株磷含量测定：将烘干的地上部研磨成粉末(<0.5 mm)后，用H_2SO_4-H_2O_2消煮，消煮液的磷浓度用钒钼黄比色法测定。植株磷含量($mg \cdot g^{-1}$)为每克(g)植株干重含有磷素的毫克(mg)数；磷累积量为磷含量($mg \cdot g^{-1}$)乘以植株干重(g)。

根系形态参数测定：为了获得玉米根形态参数，将冻存的根系缓慢解冻后，在双面扫描仪(Epson Expression v750, Japan)上进行根系扫描。扫描后的根系图片直接通过 WinRHIZO 图像分析系统(WinRHIZO Pro 2009)分析获得总根长(cm)、根表面积(cm^2)和平均根直径(mm)。

土壤有效磷含量的测定：收集根系后的土壤采用 $NaHCO_3$ 浸提，钼锑抗比色法测定土壤有效磷含量[16]。

1.5 数据分析

采用 SPSS 13.0 (SPSS Inc., 2004, USA)对数据进行统计分析。独立样本 *t* 检验用于测试单个研究指标在 2 个不同磷处理之间的差异显著性；单因素方差(One-way ANOVA)显著性检验后，采用 Tukey HSD 法检验单个研究指标在不同水分供应处理之间的差异显著性；两因素方差分析(Two-way ANOVA)用于检验水分、磷及两者之间的交互作用对玉米干物质累积、根形态、磷吸收和土壤有效磷的影响。

2 结果与分析

2.1 水分和磷耦合对玉米生物量累积及分配的影响

由图 1 可以看出，磷供应显著增加了玉米的苗干重和根干重(除 W4 水分供应外)，但降低了玉米的根质量比($P<0.05$)。在低磷供应条件下，随着水分供应强度的增加，玉米苗干重和根干重呈现增加的趋势，W3 水分供应使玉米同时获得了最大的苗干重和根干重，但 W4 水分供应使玉米的根干重有所降低；在高磷供应条件下，随着水分供应强度的增加，玉米苗干重和根干重均呈现先增加后降低的趋势，W2 水分供应使玉米同时获得了最大的苗干重和根干重，W4 水分供应使玉米的苗干重和根干重均有所降低(图 1a, b)。与苗干重和根干重相比，玉米根质量比随着水分供应强度的增加呈现降低的趋势。在低磷供应条件下，W1 水分供应使玉米获得了最大的根质量比，W2、W3 和 W4 水分供应具有相同的根质量比；在高磷供应条件下，W1 水分供应同样使玉米获得了最大的根质量比，W3 和 W4 水分供应使玉米获得了最小的根质量比(图 1c)。两因素方差分析结果表明，磷和水分对玉米苗干重、根干重和根质量比有显著的影响，两者存在显著的交互效应($P<0.05$，表 1)。水分供应对苗干重、根干重和根质量比的相对贡献分别为 45.94%、36.71%和 54.89%，磷供应对苗干重、根干重和根质量比的相对贡献分别为 34.78%、21.19%和 14.84%。

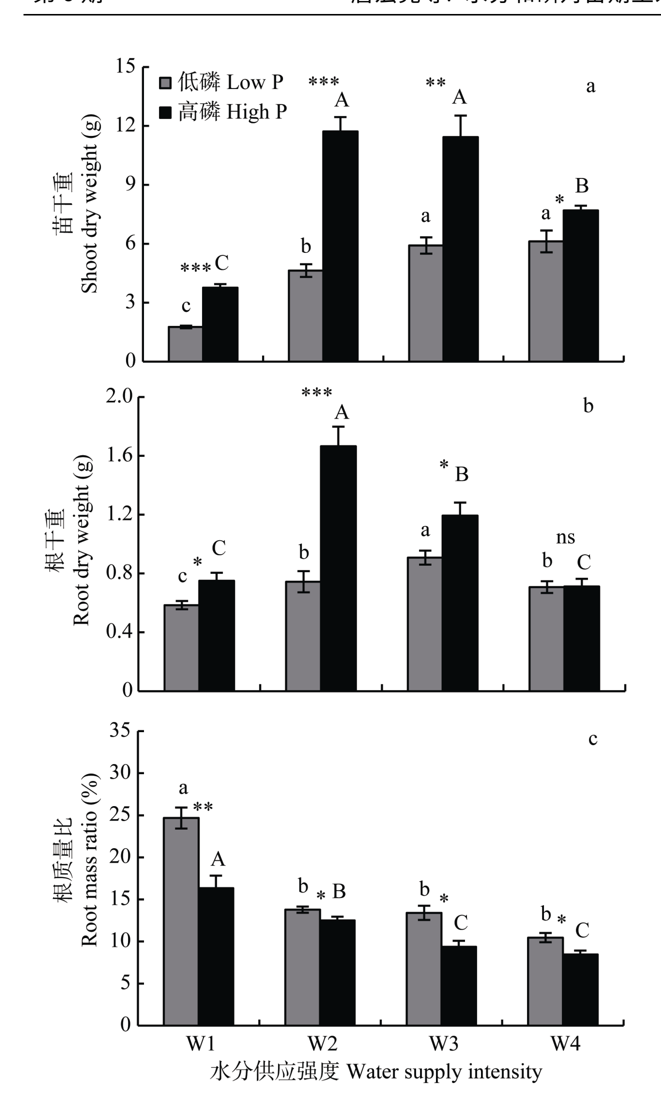


图 1　水分和磷供应对玉米干物质累积和分配的影响

Fig. 1　Effects of water and phosphorus supplies on dry matter accumulation and allocation in maize

W1、W2、W3 和 W4 处理的土壤含水量为田间持水量的 35%、55%、75%和 100%。*、**和***表示两个磷处理在 P<0.05、P<0.01 和 P<0.001 水平具有显著差异；ns 表示两个磷处理之间差异不显著。不同字母表示不同水分处理在 P<0.05 水平上具有显著差异。下同。W1, W2, W3 and W4 mean soil water contents are 35%, 55%, 75% and 100% of field capacity, respectively. *, ** and *** denote significant difference at P < 0.05, P < 0.01 and P < 0.001 levels between two phosphorus treatments; ns denotes no significant difference between two phosphorus treatments. Different letters denote significant difference at P < 0.05 level among different water supply intensity treatments. The same below.

2.2　水分和磷耦合对玉米根系形态的影响

由图 2 可以看出，磷供应显著增加了玉米的总根长和根表面积(P<0.05)；除 W2 水分供应外，磷对玉米平均根直径没有显著的影响(P>0.05)。在低磷供应条件下，随着水分供应强度的增加，玉米总根长和根表面积呈现先增加后降低的趋势，W2 和 W3 水分供应使玉米同时获得了最大的总根长和根表面积，W4 水分供应使玉米的总根长和根表面积有所降低；在高磷供应条件下，随着水分供应强度的增加，玉米总根长和根表面积同样呈现先增加后降低的趋势，W2 水分供应使玉米同时获得了最大的总根长和根表面积，W3 和 W4 水分供应使玉米的总根长和根表面积均有所降低(图 2a，b)。与总根长和根表面积相比，玉米平均根直径随着水分供应强度的增加呈现降低的趋势。在低磷供应条件下，W1 水分供应使玉米获得了最大的平均根直径，W3 和 W4 水分供应具有相同的平均根直径；在高磷供应条件下，W1 水分供应同样使玉米获得了最大的根质量比，W2、W3 和 W4 水分供应具有相同的平均根直径(图 2c)。两因素方差分析结果表明，水分对玉米总根长、根表面积和平均根直径有显著的影响，磷对玉米总根长和根表面积有显著影响，两者对总根长和根表面积存在显著的交互效应(P<0.05，表 1)。水分供应对总根长、根表面积和平均根直径的相对贡献分别为 59.63%、58.34%和 81.86%，磷供应对总根长、根表面积和平均根直径的相对贡献分别为 9.22%、9.21%和 1.56%。

2.3　水分和磷耦合对玉米植株磷含量和磷累积量的影响

由图 3 可以看出，磷供应显著增加了玉米植株的磷含量(除 W4 水分供应外)和磷累积量(P<0.05)。在低磷供应条件下，随着水分供应强度的增加，玉米植株磷含量和磷累积量均呈现先增加后降低的趋势，W1 水分供应使玉米同时获得了最小的植株磷含量和磷累积量；在高磷供应条件下，随着水分供应强度的增加，玉米植株磷含量和磷累积量均呈现增加的趋势，W4 水分供应使玉米同时获得了最大的植株磷含量和磷累积量(图 3a，b)；由于苗干重的差异，W3 和 W4 水分供应具有相同的磷累积量(图 3b)。两因素方差分析结果表明，磷和水分对玉米植株磷含量和磷累积量具有显著的影响，两者存在显著的交互效应(P<0.05，表 1)。水分供应对植株磷含量和磷累积量的相对贡献分别为 24.75%和 35.66%，磷供应对玉米植株磷含量和磷累积量的相对贡献分别为 35.54%和 49.75%。

2.4　水分和磷供应对土壤有效磷含量的影响

由表 2 可以看出，土壤有效磷含量的变化依赖于水分供应强度和施磷量。低磷供应条件下，水分供应对土壤有效磷含量呈现先增加后降低的趋势，但土壤有效磷在 4 个水分处理之间没有显著的统计学差异；在高磷供应条件下，土壤有效磷含量随土壤水分供应强度同样呈现先增加后降低的趋势，W2 水分供应强度有最高的土壤有效磷含量，W3 次之，

表 1 水分和磷供应对玉米干物质累积、根系形态和磷吸收影响的两因素方差分析

Table 1 Two-way analysis of variance for the effects of water and phosphorus supplies on dry matter accumulation, root morphology and phosphorus uptake

指标 Parameter	水分 Water: F 值 F value	水分 Water: P 值 P value	水分 Water: 总方差的相对贡献 Relative contribution to the total variance (%)	磷 Phosphorus: F 值 F value	磷 Phosphorus: P 值 P value	磷 Phosphorus: 总方差的相对贡献 Relative contribution to the total variance (%)	水分×磷 Water × phosphorus: F 值 F value	水分×磷 Water × phosphorus: P 值 P value	水分×磷 Water × phosphorus: 总方差的相对贡献 Relative contribution to the total variance (%)	R^2
苗干重 Shoot dry weight	47.47	<0.01	45.94	107.81	<0.01	34.78	11.92	<0.01	11.54	0.92
根干重 Root dry weight	14.36	<0.01	36.71	24.86	<0.01	21.19	8.46	<0.01	21.64	0.80
根质量比 Root mass ratio	54.89	<0.01	67.95	35.96	<0.01	14.84	5.90	<0.01	7.30	0.90
总根长 Total root length	70.09	<0.01	59.63	32.50	<0.01	9.22	28.61	<0.01	24.34	0.93
根表面积 Root surface area	45.12	<0.01	58.34	21.36	<0.01	9.21	17.10	0.00	22.11	0.90
平均根直径 Average root diameter	47.74	<0.01	81.86	2.74	0.11	1.56	1.66	0.20	2.85	0.86
磷含量 P content	15.98	<0.01	24.75	68.84	<0.01	35.54	17.64	<0.01	27.32	0.88
磷积累量 P accumulation	86.17	<0.01	35.66	360.60	<0.01	49.75	27.24	<0.01	11.28	0.97
土壤有效磷含量 Soil available P content	13.91	<0.01	3.00	1 333.39	<0.01	94.40	12.43	<0.01	2.60	0.98

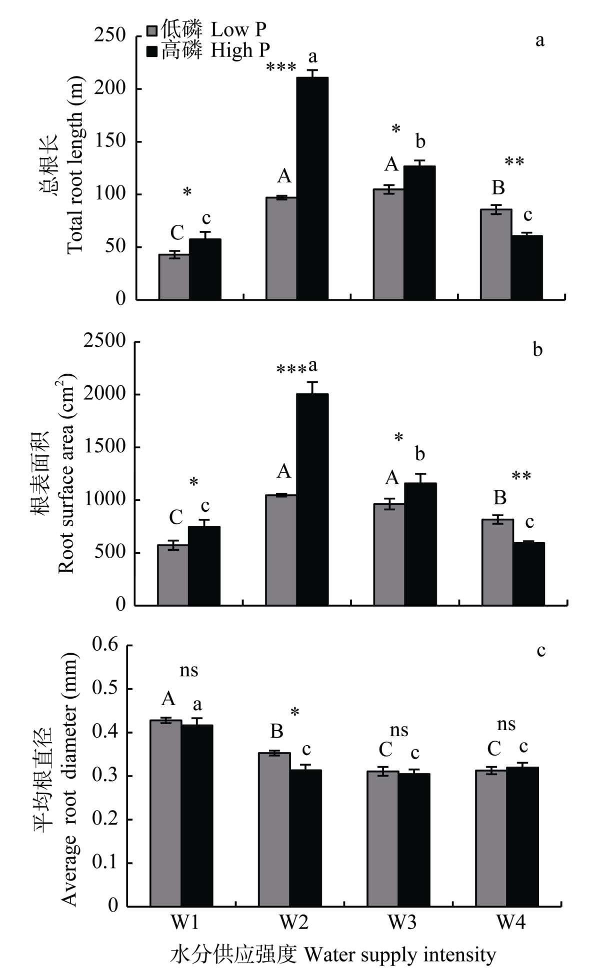


图 2 水和磷供应对玉米根系形态的影响

Fig. 2 Effects of water and phosphorus supplies on root morphology in maize

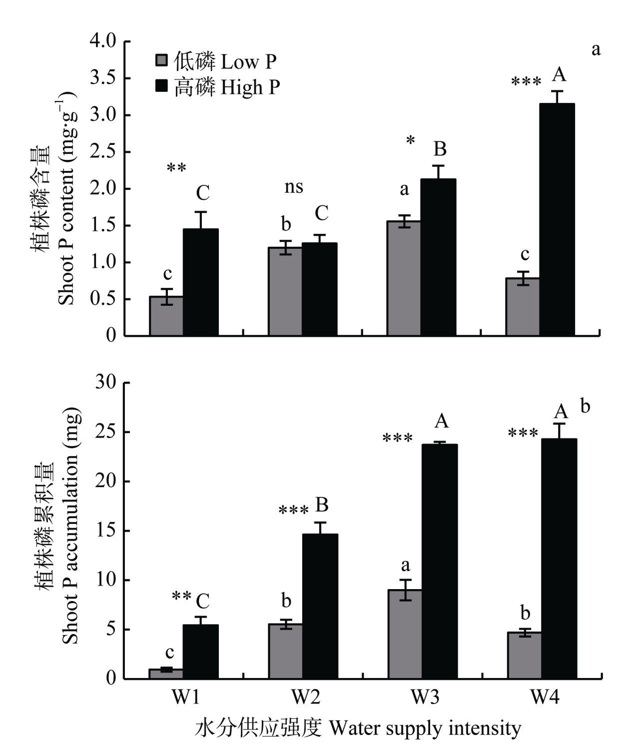


图 3 水分和磷供应对玉米地上部磷含量和磷累积量的影响

Fig. 3 Effects of water and phosphorus supplies on shoot phosphorus content and accumulation in maize

W1 和 W4 有最低的有效磷含量。两因素方差分析结果表明，磷和水分对土壤有效磷含量具有显著的影响，两者存在显著的交互效应(P<0.01，表 1)。水分供应对土壤有效磷的相对贡献为 94.4%，磷供应的相对贡献为 3.0%。

表 2　水分和磷对土壤有效磷含量的影响
Table 2　Effect of water and phosphorus on soil available phosphorus content

水分供应强度 Water supply intensity	磷供应 P supply	有效磷含量 Available P content (mg·kg^{-1})
W1	低磷 Low P	3.16±0.64A
	高磷 High P	69.06±3.27c
W2	低磷 Low P	3.78±0.68A
	高磷 High P	96.32±5.43a
W3	低磷 Low P	3.54±0.59A
	高磷 High P	83.19±4.22b
W4	低磷 Low P	3.44±0.52A
	高磷 High P	63.65±2.49c

3　结论与讨论

根系是水分和养分吸收的主要器官，对地上部的生长发育、产量、品质形成和养分吸收具有重要作用。在水分和养分亏缺的初期，植物往往发育更深、更大的根系并增加根系长度和干物质向地下的分配应对水分和养分所引起的双重胁迫，但在胁迫的后期，根系的这种有利的适应性往往消失[9]。本研究中，玉米在水分亏缺(W1 水分处理)和低磷胁迫(除 W4 水分供应外)的后期，根干重、总根长和根表面积表现出显著的降低(图 1b；图 2a，b)，而根质量比表现出显著的增加(图 1c)，这与 Hermans 等[17]和 Songsri 等[18]报道结果相一致。

磷施用对玉米根系生长的有利效应在很大程度上依赖于水分供应。Jin 等[12]对 2 个大豆品种的田间试验研究发现，在重度水分胁迫条件下(田间持水量的 65%~75%)，磷供应显著增加了‘Denglong46’的总根长和根表面积，但对‘Heisheng101’的增加量较小；在充足水分供应条件下(田间持水量的 65%~75%)，磷供应显著增加了两个大豆品种的总根长和根表面积，说明土壤水分状况可以调节大豆不同基因型根系对磷供应的响应。本研究中，在重度水分胁迫(W1)和充足水分供应(W3)条件下，磷供应均显著增加了玉米总根长和根表面积(图 2a,b)，这与 Jin 等[12]对大豆品种‘Denglong46’上进行的研究结果一致。赵长海等[14]对苗期玉米的研究结果表明，盆栽条件下充足水分供应(田间持水量的 75%)和过量水分供应(田间持水量的 90%)均明显增加了玉米的根干重。本研究中，充足水分供应(W3)显著增加了玉米的根干重，过量水分供应(W4)对玉米根干重没有显著影响(图 1b)。存在差异的可能原因在于水分供应强度不同：赵长海等[14]的研究采用的过量水分供应为田间持水量的 90%，而本研究采用的过量水分供应为田间持水量的 100%。此外需要提及的是，轻度水分胁迫条件下(W2)，磷对玉米总根长和根表面积的有利效应得到了充分体现，但过量水分供应条件下(W2)，磷供应则对玉米总根长和根表面积产生不利影响(图 2a, b)。玉米根系对磷供应所产生的正或负响应与土壤水分含量所引起的土壤通气性有关。已有研究表明，当土壤氧气浓度低于 10 mg·L^{-1}，根系就会停止生长[19]。本研究中，轻度水分胁迫处理(W2)的土壤通气性良好，氧气充足，根系呼吸顺畅，磷对玉米根系产生明显的刺激作用，导致总根长和根表面积的显著增加；过量水分供应处理(W4)的土壤孔隙大多为水分所饱和，通气性差，根系呼吸很有可能受到抑制，磷对玉米总根长和根表面积产生了负效应。除了总根长和根表面积外，根直径对土壤磷的获取有着非常重要的作用。根直径反映了根的细度，根直径越小，根越细，其决定了根系对水分和养分的吸收[20−21]。本研究中，不管磷供应如何，水分亏缺条件下(W1)生长的玉米具有最大的平均根直径(图 2c)，说明其根系较粗，这在很大程度上减少了玉米根系对土壤磷素的吸收，但增加了玉米根系对不良环境的抵御能力。由此可见，土壤水分供应状况明显影响了玉米根系的生长发育和磷吸收。

水分不仅能够直接影响植物根系的生长发育，也可以通过影响土壤有效磷含量和磷素形态而间接对植物根系形态和磷吸收产生影响。前人研究表明，土壤水分供应能够显著增加红壤性水稻土有效磷[22]和铝磷(Al-P)浓度，但对土壤有机磷、铁磷(Fe-P)、钙磷(Ca-P)和闭蓄态磷(O-P)浓度没有显著的影响[23]。淹水条件下(田间持水量的 100%)的水稻土有效磷的浓度显著高于好气条件下(田间持水量的 60%)土壤有效磷的浓度，且随土壤磷供应量的增加，2 个水分供应条件下土壤有效磷含量之间的差异呈现明显增加的趋势[24]。本研究中，高磷条件下土壤有效磷含量随水分供应强度的增加呈现先增加后降低的趋势，W2 水分供应强度具有最高的有效磷含量；低磷条件下，土壤有效磷含量随水分供应强度的增加表现出与高磷条件下相似的趋势，但土壤有效磷含量在 4 个水分处理之间无显著的统计学差异(表 2)，这与前人[22−24]研究结果并不一致，这可能与土壤类型和栽培的作物种类有关。在 W2 水分供应强度下，玉米具有明显更大的根长和根表面积，一方面能够增加根系捕获土壤磷的机会，另一方面能够利用根系分泌的有机酸活化难溶性的土壤磷和利用分泌的酸性磷酸酶矿化土壤有机磷，从而使得土壤有效磷含量较高。何园球等[23]研究表明，随着水分供应强度的

增加，土壤有效磷含量明显增加，但有机磷含量没有发生明显的改变。基于此，本研究推测 W2 水分供应强度下土壤有效磷含量的增加更多来自于根系分泌物对土壤难溶性磷的活化，更少来自于有机磷的矿化。在本研究中，土壤有效磷含量随水分供应强度先增加后降低的趋势与玉米根长(图 2a)和根表面积(图 2b)的变化趋势基本一致，但与植株磷含量和磷累积量的变化趋势不同，暗示土壤有效磷含量的增加对玉米根系生长具有明显的刺激作用(这在高磷供应条件下尤为明显)，而水分供应则对玉米地上磷吸收有明显的促进作用。

前人关于水分和磷对植物生长的调控主要集中在小麦[10]、乌头叶豇豆[11]、大豆[12,14]、玉米[13]等作物上，但关于水分和磷的相对重要性很少涉及或仅为定性描述。为了进一步探讨水分和磷在玉米根系重要性，本研究基于两因素方差分析结果计算了水分和磷对玉米根系形态参数的相对贡献。水分对根干重、总根长、根表面积和平均根直径的相对贡献分别为 36.71%、59.63%、58.34%和 81.86%，磷对根干重、总根长、根表面积和平均根直径的相对贡献分别为 21.19%、9.22%、9.21%和 1.56%。由此可见，水分是控制玉米根系生长的关键因子，磷次之，这与 Jin 等[12]和赵长海等[14]研究相一致。这些结果可为合理的水磷调控提供科学依据。

磷在土壤中的移动性差，扩散速率低，且易被吸附和固定，根系对磷的获取更多依赖于根形态的改变[3,8]。因此，相对较长、表面积大、分枝多的根系由于能够占据更多的土壤体积，增加与土壤磷的接触面积，对土壤磷的获取具有明显的优势。在本研究中，玉米根系对土壤磷的获取因土壤磷素和水分供应强度的不同而采取 2 种不同的策略。在低磷条件下，不管水分供应如何，根干重、总根长和根表面积较大的玉米植株获得了相对较多的土壤磷素，说明根系形态的改变对土壤磷的获取具有至关重要的作用，此时玉米对土壤磷的获取采取以根形态为主的适应策略[25]；在高磷条件下，不管根系形态如何，随着水分供应强度的增加，玉米植株磷含量和磷累积量呈现逐步增加的趋势(图 3a, b)，说明水分对土壤磷的获取具有至关重要的作用，此时玉米对土壤磷的获取采取以根生理吸收为主的适应策略[25]。在高磷和轻度水分胁迫供应(W2)条件下生长的玉米尽管具有最大的根干重、总根长和根表面积，但由于投入更多的碳源用于根系生长，根系对磷的生理吸收变弱，其获取的磷素显著低于充足和过量水分供应条件下生长的玉米。在高磷和过量水分供应(W4)条件下生长的玉米，尽管土壤通气性较差，根干重、总根长和根表面积较小，但根系对磷的生理吸收较强，从而获得了较多的土壤磷素。

参考文献 References

[1] Schachtman D P, Reid R J, Ayling S M. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell[J]. Plant Physiology, 1998, 116(2): 447–453

[2] Holford I C R. Soil phosphorus: Its measurement, and its uptake by plants[J]. Australian Journal of Soil Research, 1997, 35(2): 227–240

[3] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 423–447

[4] Hinsinger P, Bengough A G, Vetterlein D, et al. Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance[J]. Plant and Soil, 2009, 321(1/2): 117–152

[5] 苏军, 张武君, 杜琳, 等. 磷胁迫下蔗糖对水稻苗期根适应性和磷酸转运蛋白基因表达的影响[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(11): 1334–1340
Su J, Zhang W J, Du L, et al. Effects of sucrose on rice root adaptability and phosphate transporter gene expression under phosphorus stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2014, 22(11): 1334–1340

[6] Shane M W, De Vos M, De Roock S, et al. Shoot P status regulates cluster-root growth and citrate exudation in *Lupinus albus* grown with a divided root system[J]. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(2): 265–273

[7] Li H G, Shen J B, Zhang F S, et al. Is there a critical level of shoot phosphorus concentration for cluster-root formation in *Lupinus albus*?[J]. Functional Plant Biology, 2008, 35(4): 328–336

[8] Raghothama K G. Phosphate acquisition[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 665–693

[9] Hodge A. Roots: The acquisition of water and nutrients from the heterogeneous soil environment[M]//Lüttge U, Beyschlag W, Büdel B, et al. Progress in Botany. Berlin Heidelberg: Springer, 2010: 307–337

[10] 张士功, 刘国栋, 窦玉清, 等. 低磷和干旱胁迫对小麦生长发育影响的研究初探[J]. 西北植物学报, 2002, 22(3): 574–578
Zhang S G, Liu G D, Dou Y Q, et al. Effects of low-phosphorus and drought stresses on growth of wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(3): 574–578

[11] Garg B K, Burman U, Kathju S. The influence of phosphorus nutrition on the physiological response of moth bean genotypes to drought[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2004, 167(4): 503–508

[12] Jin J, Wang G H, Liu X B, et al. Phosphorus application affects the soybean root response to water deficit at the initial flowering and full pod stages[J]. Soil Science and Plant

Nutrition, 2005, 51(7): 953–960

[13] 乔振江, 蔡昆争, 骆世明. 低磷和干旱胁迫对大豆植株干物质积累及磷效率的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(19): 5578–5587
Qiao Z J, Cai K Z, Luo S M. Interactive effects of low phosphorus and drought stress on dry matter accumulation and phosphorus efficiency of soybean plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(19): 5578–5587

[14] 赵长海, 逄焕成, 李玉义. 水磷互作对潮土玉米苗期生长及磷素积累的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(1): 236–240
Zhao C H, Pang H C, Li Y Y. Effect of interaction of water and phosphorus on maize growth and phosphorus accumulation in fluvo-aquic soft[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2009, 15(1): 236–240

[15] Song C J, Ma K M, Qu L Y, et al. Interactive effects of water, nitrogen and phosphorus on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Bauhinia faberi* seedlings[J]. Journal of Arid Environments, 2010, 74(9): 1003–1012

[16] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000
Lu R K. Methods for Soil Agricultural Chemistry Analysis[M]. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press, 2000

[17] Hermans C, Hammond J P, White P J, et al. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(12): 610–617

[18] Songsri P, Jogloy S, Vorasoot N, et al. Root distribution of drought-resistant peanut genotypes in response to drought[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2008, 194(2): 92–103

[19] 冯广龙, 刘昌明, 王立. 土壤水分对作物根系生长及分布的调控作用[J]. 生态农业研究, 1996, 4(3): 5–9
Feng G L, Liu C M, Wang L. Roles of soil water in regulating root growth and distribution[J]. Eco-Agriculture Research, 1996, 4(3): 5–9

[20] Jungk A, Barber S A. Phosphate uptake rate of corn roots as related to the proportion of the roots exposed to phosphate[J]. Agronomy Journal, 1974, 66(4): 554–557

[21] Sorgona A, Abenavoli M R, Gringeri P G, et al. Comparing morphological plasticity of root orders in slow- and fast-growing citrus rootstocks supplied with different nitrate levels[J]. Annals of Botany, 2007, 100(6): 1287–1296

[22] 何园球, 樊剑波, 李成亮, 等. 水稻旱作下土壤水分状况和施用磷肥对红壤有效磷含量的影响[J]. 土壤学报, 2011, 48(6): 1196–1202
He Y Q, Fan J B, Li C L, et al. Effect of soil moisture and phosphorus application on concentration of available phosphorus in red soil under aerobic rice cultivation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2011, 48(6): 1196–1202

[23] 何园球, 沈其荣, 孔宏敏, 等. 水稻旱作条件下土壤水分对红壤磷素的影响[J]. 水土保持学报, 2003, 17(2): 5–8
He Y Q, Shen Q R, Kong H M, et al. Effect of soil moisture on phosphorus contents of red soil under rice cultivation in aerobic soil condition[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2003, 17(2): 5–8

[24] 娄运生, 李忠佩, 张桃林. 不同水分状况及施磷量对水稻土中速效磷含量的影响[J]. 土壤, 2005, 37(6): 640–644
Lou Y S, Li Z P, Zhang T L. Change in available P content in paddy soils as affected by phosphate fertilization and soil moisture regime[J]. Soils, 2005, 37(6): 640–644

[25] Tang H L, Shen J B, Zhang F S, et al. Interactive effects of phosphorus deficiency and exogenous auxin on root morphological and physiological traits in white lupin (*Lupinus albus* L.)[J]. Science China Life Sciences, 2013, 56(4): 313–323